DOI:10.11931/guihaia.gxzw202302002

植物凝集素类受体激酶参与非生物胁迫响应的研究进展

王梦龙，骆素微，李晓诗，彭小群*

（惠州学院 生命科学学院，广东 惠州 516007）

摘 要：植物在生长发育过程中会受到各种胁迫因子的影响，非生物胁迫是其中极其重要的一类。类受体激酶（receptor-like kinases, RLKs）是植物中广泛存在的一类蛋白，能够快速有效地对胁迫因子作出响应，最终引起一系列生物效应。凝集素类受体激酶（lectin receptor-like kinases, LecRLKs）是 RLKs 的一个亚族，其具有细胞外凝集素结构域、跨膜结构域和细胞内激酶结构域三个结构域。根据细胞外凝集素结构域的不同可分为 L、G 和 C 三种不同类型。近年来，大量的研究表明植物凝集素类受体激酶在非生物胁迫响应中发挥重要作用。LecRLKs 通过识别非生物胁迫相关的信号分子，激活下游的信号通路，如 MAPK 通路、ROS 通路、钙信号通路等，调节基因表达和蛋白质翻译以增强植物的抗逆性。该文概述了植物凝集素类受体激酶的结构特征及其分类，并系统综述了 LecRLKs 在盐胁迫、低温胁迫、干旱胁迫、机械损伤和植物激素等非生物胁迫响应中的功能和作用机制，同时也对 LecRLKs 的未来研究方向作出了展望。该文不仅为深入了解植物凝集素类受体激酶参与非生物胁迫响应的功能提供参考，还为利用 LecRLKs 进行作物抗逆育种改良提供理论依据。

关键词：植物，类受体激酶，凝集素类受体激酶，非生物胁迫，信号响应，作用机制

中图分类号：Q943　　　　**文献标识码：**A

Research advances on plant lectin receptor-like kinases in abiotic stress response

WANG Menglong, LUO Suwei, LI Xiaoshi, PENG Xiaoqun*

（*School of Life Sciences, Huizhou University*, Huizhou 516007, Guangdong, China）

Abstract: Plants are exposed to various stress during their growth and development, and abiotic stress is one of the most significant factors. Receptor-like kinases (RLKs) are widely present in plants that can quickly and effectively respond to stress, ultimately leading to a series of biological effects. Lectin receptor-like kinases (LecRLKs) belongs to a subfamily of RLKs, which consisting of three structural domains: the extracellular lectin domain, transmembrane domain, and the intracellular kinase domain. Based on the different types of extracellular lectin domains, LecRLKs can be classified into three subclasses: L, G and C types. In recent years, numerous studies have shown that plant lectin receptor-like kinases play a vital role in responses to abiotic stress. By recognizing abiotic stress-related signal molecules, LecRLKs can activate downstream signaling pathways, such as the MAPK pathway, the ROS pathway, the calcium signaling pathway, as well as to regulate gene expression and protein translation to enhance plant stress resistance. In this review, we summarize the structural characteristics and classification of LecRLKs. Meanwhile,

基金项目：国家自然科学基金（32202317）；广东省基础与应用基础研究基金（2023A1515010433，2022A1515111215）；惠州市科技计划项目（2021SC010502003）；广东省热带亚热带植物资源重点实验室开放课题项目（2021PlantKF04）；大学生创新创业训练计划项目（S202210577050）。

第一作者：王梦龙（1990-），博士，讲师，硕士生导师，研究方向为植物逆境生物学，（E-mail）wml0824@126.com。

***通信作者：**彭小群，博士，讲师，研究方向为植物逆境生物学，（E-mail）1290882614@qq.com。

the functions and mechanisms of LecRLKs in response to abiotic stress such as salt stress, low temperature stress, drought stress, mechanical damage and plant hormones are systematic reviewed. Furthermore, prospects are made for the future research directions of LecRLKs. This review not only provides new insights into the functions and mechanisms of LecRLKs in abiotic stress responses, but also provides a theoretical basis for using LecRLKs to improve crop resistance breeding.

Key words: plants, receptor-like kinase, lectin receptor-like kinase, abiotic stress, signal response, mechanism of action

自然界植物会受到各种环境因素引起的胁迫，为了应对多种多样的生物或非生物胁迫，植物在进化的过程中演变出许多有效机制来抵御外界环境胁迫。这些机制可以避免植物遭受胁迫损害，同时提高植物的品质和产量。在植物的非生物胁迫应答中，一类重要的蛋白——凝集素类受体激酶（lectin receptor-like kinases, LecRLKs），在其中发挥关键作用。LecRLKs是类受体激酶（receptor-like kinases, RLKs）的一个亚家族，广泛存在于植物中，被报道参与生物/非生物胁迫响应和植物的发育调控（王梦龙等，2020）。已有的研究报道 LecRLKs 可通过感知和转导环境中的各种信号分子参与非生物胁迫响应，包括盐胁迫、低温胁迫、干旱胁迫、机械损伤和植物激素等（Vaid et al., 2012; 王梦龙等，2020）。例如，凝集素类受体激酶基因 *PbLRK*138 参与了植物的耐盐性（Ma et al., 2018）；而 *LecRK-IX*.2 基因参与了植物的激素信号响应（Luo et al., 2017）。由此可知，凝集素类受体激酶介导的非生物胁迫响应对维持植物的正常生长发育极其重要。

近年来，随着研究的持续深入，参与植物非生物胁迫响应的凝集素类受体激酶被大量报道，但迄今尚未有文献对这些研究进行系统的归类和总结。本文简要概述了植物凝集素类受体激酶的结构特征、分类以及参与各项非生物胁迫响应的信号转导机制和调控机制，同时还分析了未来研究方向和应用前景。

1 凝集素类受体激酶的结构特征及分类

凝集素类受体激酶主要由细胞外凝集素结构域、跨膜结构域以及细胞内激酶结构域组成。其中，凝集素结构域具有特异性结合糖类分子的功能，由于该结构域多变能识别多种不同的信号分子，因此 LecRLKs 被划分为 L、G 和 C 三种类型（Vaid et al., 2012; 王梦龙等，2020）。其中，L 型和 G 型只存在于植物中；而 C 型主要发现于哺乳动物中（Vaid et al., 2013; 王梦龙等，2020）。L 型 LecRLKs 中含有豆科类胞外凝集素结构域，广泛存在于豆科植物中，可以识别细胞外信号并在植物内引起一系列信号响应（Vaid et al., 2012, 2013）。G 型 LecRLKs 属于 SRK（S-locus receptor kinase）中的一类，参与了花的发育过程，与自交不亲和性（self-incompatibility, SI）相关（王梦龙等，2020）。G 型 LecRLKs 曾被称为 B 型 LecRLKs，其凝集素结构域包括了 12 条β-barrel 结构，并与α-D 甘露糖具有潜在的亲和力，然而其内在功能机制尚不清楚（Vaid et al., 2013）。C 型 LecRLKs 是一类广泛存在于哺乳动物体内，能识别自我和非我以及依赖于 Ca^{2+}行使功能的凝集素类受体蛋白激酶（王梦龙等，2020）。C 型 LecRLKs 在植物中发现较少，目前在水稻（*Oryza sativa*）、拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）、杨树（*Populus* L.）及桉树（*Eucalyptus robusta*）中都只发现 1 个该类型 LecRLKs，其具体功能尚不了解（Bouwmeester & Govers, 2009; Vaid et al., 2012; 彭小群等，2022）。

LecRLKs 的跨膜区由 18~25 个氨基酸组成，大多数氨基酸属于非极性氨基酸，其序列一致性较差（Morillo & Tax, 2006）。Pi-d2 蛋白属于 G 型 LecRLKs，其跨膜结构域中一个氨基酸的改变会引起蛋白质丧失功能，表明跨膜结构域对 LecRLKs 功能的维持十分重要（Chen et al., 2006）。研究发现跨膜结构域不仅参与信号转导及质膜定位过程，还具有识别

配体的功能（Bi et al., 2016; Hohmann et al., 2017）。

激酶结构域一般由250~300个氨基酸组成，与凝集素结构域相比具有更高的保守性，其结构域上具有磷酸化位点，主要参与外界信号传递（Vaid et al., 2012）。酶动力学研究发现，某些二价金属阳离子可促进激酶结构域自身磷酸化以及激酶活性，其中 Mn^{2+} 与 Mg^{2+} 离子的促进效果较 Ca^{2+} 与 Zn^{2+} 离子好（Nishiguchi et al., 2002; He et al., 2004）。

2 凝集素类受体激酶参与植物非生物胁迫响应

2.1 参与盐胁迫响应

在非生物胁迫中，高盐胁迫条件不利于植物的生长发育，是导致作物产量减少的主要原因之一，每年会造成严重的经济损失。植物在高盐环境下通过自身基因调控以适应胁迫环境。研究表明拟南芥、大豆（*Glycine soja*）、水稻和豌豆（*Pisum sativum*）等植物中的各种类型凝集素类受体激酶均参与了盐胁迫的应答反应。表1中已列出参与盐胁迫响应相关的凝集素类受体激酶基因。

*LecRK-I.*3是拟南芥L型凝集素类受体激酶基因。研究发现，拟南芥 *LecRK-I.*3基因受盐胁迫诱导表达，将烟草中盐诱导的乙烯受体基因 *NTHK*1 转入拟南芥中过度表达会降低乙烯敏感性（Zhang et al., 2001; Xie et al., 2002）。Deng 等（2009）证实了拟南芥 *LecRK-V.*2 基因主要在种子萌发时表达，萌发后则停止表达，参与了种子早期发育过程的盐胁迫应答。更重要的是，LecRK-V.2 被证实在种子萌发过程中作为ABA响应的正调控因子，因此 *LecRK-V.*2 功能缺陷突变体能够有效减少拟南芥生长发育早期对ABA和盐的敏感性。拟南芥L型的凝集素类受体激酶基因 *LecRK-IV.*3 的转录受盐和ABA双重调控，高盐条件下起着正向调节的作用，在种子萌发阶段负向调控ABA反应（Xin et al., 2009）。在高盐环境下过表达 *LecRK-IV.*3 基因使植株对盐胁迫耐性增强，从而提高种子萌发率和绿叶率（Huang et al., 2013）。李美玲（2019）的研究发现，*LecRKIII.*2 基因使拟南芥幼苗在萌发期间对盐胁迫表现出更高的耐受性。

GsSRK 是大豆中的G型凝集素类受体激酶基因，受盐胁迫、干旱胁迫和ABA的多重诱导，并通过独立于ABA的反应途径来调控植物对盐和干旱胁迫的耐受性。Sun 等（2013）研究发现过表达该基因可提高植物的耐盐性，使植物在成熟阶段表现为叶绿素含量增加、离子泄露降低、株高增长和果实增多等形态特征。在拟南芥中过表达 *GsSRK* 不仅正向调节植物对盐胁迫的耐受性，而且提高了在盐胁迫环境下的产量（Sun et al., 2013）。研究发现，在苜蓿（*Medicago sativa*）中过表达大豆全长 *GsSRK*（*GsSRK-f*）或缺失G型凝集素结构域的截短型 *GsSRK*（*GsSRK-t*）基因均可提高植株的耐盐性，且过表达 *GsSRK-t* 的转基因株系的生长性能优于过表达 *GsSRK-f*（Sun et al., 2018）。Zhang 等（2022）通过转录研究鉴定到 *GmLecRLK* 为大豆盐胁迫相关基因，主要在根系中表达，参与调控大豆的耐盐能力。*GmLecRLK* 过表达转基因大豆表现出对盐胁迫耐受，且增强了大豆清除活性氧（ROS）的能力（Zhang et al., 2022）。虽然有研究结果表明 GmLecRLK 能够提高大豆对盐的耐受性，但其实际调控机制还尚未研究清楚。

豌豆L型 *PsLecRLK* 基因主要在根和嫩枝中积累，盐胁迫条件下其表达会显著上调。Joshi 等（2010）通过实验发现 *PsLecRLK* 在低温和干旱胁迫下也会增加表达，但在盐胁迫下表达增长幅度最大。*PsLecRLK* 在烟草植株中过度表达可以减少转基因植株的离子平衡和渗透压，从而获得耐盐性。Vaid 等（2015）通过实验发现过表达 *PsLecRLK* 基因的植株在盐胁迫下能够表现出更高的萌发率和绿叶率，可防止根系组织中ROS积累和膜损伤，还能有效降低 Na^+/K^+ 比例从而增强了植株对盐的耐受性。

Li 等（2014）证明水稻L型凝集素类受体激酶SIT1在盐条件下可快速被激活，进而磷

酸化下游效应子 MPK3 和 MPK6。SIT1 负调控水稻的耐盐性，因此随着 SIT1 激酶的表达增加，植物存活率反而降低。拟南芥中 SIT1 蛋白激酶在盐胁迫下使 ROS 积累增加，从而抑制植株的生长发育并降低植株在盐胁迫下的存活率（Li et al., 2014）。Ma 等（2018）研究发现豆梨（*Pyrus calleryana*）中有 6 个 LecRLKs （4 个 L 型和 2 个 G 型）在盐胁迫条件下显著表达，提示它们可能在调节非生物胁迫方面发挥一定作用。在烟草中过表达豆梨 L 型凝集素类受体激酶基因 *PbLEK*138 可导致细胞死亡，从而提高植物对盐的耐受性（Ma et al., 2018）。樱桃（*Cerasus humilis*）具有较强的耐盐能力，已发现存在 8 个 *ChLecRLK* 基因（5 个 G 型、2 个 L 型和 1 个 C 型）在重度盐胁迫下表达量显著提高，轻度盐胁迫下有 5 个 *ChLecRLK* 基因（4 个 G 型和 1 个 L 型）显著表达，表明它们积极参与盐胁迫的响应（Han et al., 2021）。花生（*Arachis hypogaea*）是我国主要的油料作物之一。通过同源克隆可在栽培种花生中获得一个 L 型凝集素类受体激酶基因 *AhLecRK*9。研究发现，在拟南芥中过表达花生 L 型凝集素类受体激酶 AhLecRK9，植株对盐胁迫表现出更强的敏感性（黄若兰，2022）。

表 1 参与盐胁迫响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 1　The *LecRLK* genes involved in salt stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
*LecRK-I.*3	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	L	Zhang et al., 2001
*LecRK-V.*2	拟南芥 *A. thaliana*	L	Deng et al., 2009
*LecRK-IV.*3	拟南芥 *A. thaliana*	L	Xin et al., 2009; Huang et al., 2013
*LecRKIII.*2	拟南芥 *A. thaliana*	L	李美玲，2019
GsSRK	大豆 *Glycine soja*	G	Sun et al., 2013; Sun et al., 2018
GmLecRLK	大豆 *G. soja*	G	Zhang et al., 2022
PsLecRLK	豌豆 *Pisum sativum*	L	Joshi et al., 2010
*SIT*1	水稻 *Oryza sativa*	L	Li et al., 2014
*PbLEK*138	豆梨 *Pyrus calleryana*	L	Ma et al., 2018
*AhLecRK*9	花生 *Arachis hypogaea*	L	黄若兰，2022

2.2 参与低温胁迫响应

同其他环境胁迫一样，低温是限制植物生长的关键性条件之一，其受地理位置影响较大。低温会导致作物产量降低、生长发育不良甚至造成生殖发育阻碍。植物细胞通过不断进化出现复杂的细胞内信号网络，当遇到冷信号胁迫时可以直接或间接地增强对冷的耐受性。表 2 中已列出参与低温胁迫响应相关的凝集素类受体激酶基因。

拟南芥 L 型凝集素类受体激酶 LecRK-V.6 在遇到低温时其表达被强烈抑制（Bouwmeester & Govers, 2009）。陆秀涛等（2016）通过实验发现，虽然拟南芥 *LecRK-S.*7 在植株各个时期的表达量并不高，但是其启动子区含低温胁迫应答元件，表明 *LecRK-S.*7 基因可能参与低温胁迫响应。李美玲（2019）通过对拟南芥幼苗进行低温胁迫处理发现，*LecRKIII.*2 基因在植株中的表达量出现先上升后下降的变化趋势，表明 *LecRKIII.*2 基因可能参与了冷胁迫的响应。

豌豆 *PsLecRLK* 在低温条件下的表达量会增加，但与盐胁迫相比其增长幅度较小（Joshi et al., 2010）。水稻三叶期嫩苗经低温处理后，植株中的 L 型凝集素类受体激酶基因 *OsLecRK*1 的表达受到抑制（崔欣欣，2012）。Liu 等（2017）在一种南极苔藓黄丝瓜藓（*Pohlia nutans*）中鉴定出一个 L 型的凝集素类受体激酶基因 *PnLecRLK*1。研究发现，当 *PnLecRLK*1 基因在拟南芥转基因植株中过量表达时，植株可对低温胁迫表现出更强的耐受性（Liu et al., 2017）。

表 2 参与低温胁迫响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 2 The LecRLK genes involved in cold stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
LecRK-V.6	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	L	Bouwmeester & Govers, 2009
LecRK-S.7	拟南芥 *A. thaliana*	L	陆秀涛等，2016
LecRKIII.2	拟南芥 *A. thaliana*	L	李美玲，2019
PsLecRLK	豌豆 *Pisum sativum*	L	Joshi et al., 2010
OsLecRK1	水稻 *Oryza sativa*	L	崔欣欣，2012
PnLecRLK1	黄丝瓜藓 *Pohlia nutans*	L	Liu et al., 2017

2.3 参与干旱胁迫响应

如表 3 所示，凝集素类受体激酶被报道参与植物的干旱胁迫响应。樱桃是一种广泛种植于中国北方具有较强耐旱及耐盐能力的重要水土保持果树（Han et al., 2021）。Han 等（2021）对樱桃研究发现，樱桃中的 LecRLKs 不仅参与了盐胁迫的响应，在应答干旱胁迫上也至关重要。从对其 170 个 LecRLK 家族基因中选取的 9 个候选凝集素类受体激酶 *ChLecRLK* 基因（5 个 G 型 *ChLecRLKs*：*ChLecRLK-G22*、*ChLecRLK-G36*、*ChLecRLK-G68*、*ChLecRLK-G82* 和 *ChLecRLK-G107*；3 个 L 型 *ChLecRLKs*：*ChLecRLK-L17*、*ChLecRLK-L32* 和 *ChLecRLK-L42*；2 个 C 型 *ChLecRLKs*：*ChLecRLK-C01* 和 *ChLecRLK-C02*）的研究表明，这 9 个基因积极参与了干旱胁迫响应。在强干旱胁迫下，植株的叶片中有 8 个基因的表达量显著提高；在弱干旱下，*ChLecRLK-G36*、*ChLecRLK-G68* 及 *ChLecRLK-L32* 在叶片中的表达量降低（Han et al., 2021）。

研究发现，干旱胁迫能够诱导大豆 *GsSRK* 基因的表达，且 *GsSRK* 基因调控植株的耐旱性过程独立于 ABA 信号途径（Ge et al., 2010; Sun et al., 2013）。在黄瓜中，多个凝集素类受体激酶基因被报道可能参与了干旱胁迫响应（Haider et al., 2021）。黄若兰（2022）将花生中获取的 L 型凝集素类受体激酶基因 *AhLecRK9* 转化到拟南芥植株中，得到转基因过表达植株（OE）。通过研究发现干旱胁迫可抑制 OE 植株地上部的生长，而地下部与野生型相比相对伸长，表明 *AhLecRK9* 的过表达增强了拟南芥植株对干旱的耐受性。

表 3 参与干旱胁迫响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 3 The *LecRLK* genes involved in drought stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
ChLecRLK-G22	樱桃 *Cerasus humilis*	G	Han et al., 2021
ChLecRLK-G36	樱桃 *C. humilis*	G	Han et al., 2021
ChLecRLK-G68	樱桃 *C. humilis*	G	Han et al., 2021
ChLecRLK-G82	樱桃 *C. humilis*	G	Han et al., 2021
ChLecRLK-G107	樱桃 *C. humilis*	G	Han et al., 2021
ChLecRLK-L17	樱桃 *C. humilis*	L	Han et al., 2021
ChLecRLK-L32	樱桃 *C. humilis*	L	Han et al., 2021
ChLecRLK-L42	樱桃 *C. humilis*	L	Han et al., 2021
ChLecRLK-C01	樱桃 *C. humilis*	C	Han et al., 2021
ChLecRLK-C02	樱桃 *C. humilis*	C	Han et al., 2021
GsSRK	大豆 *Glycine max*	G	Sun et al., 2013
AhLecRK9	花生 *Arachis hypogaea*	L	黄若兰，2022

2.4 参与机械损伤响应

当植物受到机械损伤时，会引发细胞膜去极化、激活钙离子通道与植物激素调控等一系列相关反应。LecRLKs 在机械损伤胁迫应答中发挥重要的调控作用，其能够通过感知植物遭受的机械损伤参与非生物胁迫响应。表 4 中已列出参与机械损伤胁迫响应相关的凝集素类受体激酶基因。

*LecRK-V.*5 是拟南芥 L 型凝集素类受体激酶基因，是一类由 45 个成员组成的多基因家族的成员之一（Hervé et al., 1996; Barre et al., 2002; Bouwmeester & Govers, 2009）。Hervé等（1996）最早发现 LecRK-V.5 具有参与低聚糖与植物激素信号转导的生理功能。随后的研究发现 *LecRK-V.*5 基因在植物的生物或非生物胁迫（如盐胁迫、低温胁迫、干旱、机械损伤等）响应和植物的生长发育过程中也起重要作用。Riou 等（2002）对 *LecRK-V.*5 基因的启动子与 *GUS* 基因融合表达的研究发现，在发生机械损伤胁迫后 *LecRK-V.*5 基因表达的诱导主要与局部反应相关。机械损伤通常会引起包括诱导损伤周围部位细胞分裂在内的植物组织修复及愈合等系列局部反应。从损伤的拟南芥植株组织中发现，*LecRK-V.*5 基因的表达在受到损伤后被局部激活，表达量明显提高（Riou et al., 2002）。研究发现，拟南芥受到损伤后其细胞壁的果胶将会释放一种低聚半乳糖醛酸，以非茉莉酸（JA）的途径诱导损伤胁迫响应基因的表达，表明该类分子可能参与了初期的损伤信号转导（Benhamou et al., 1990; Riou et al., 2002）。拟南芥 L 型凝集素类受体激酶 P2K1 被报道参与植物的伤口反应。P2K1 是第一个在植物中鉴定的细胞外三磷酸腺苷（eATP）受体，通过比对蛋白序列发现 P2K1 蛋白是 LecRK-1.9（L-type lectin receptor kinase I.9），其在正常条件下高表达（Choi et al., 2014）。当植株受到一定的损伤时，会引发细胞破碎而释放 ATP，而这些释放到细胞外的 ATP 能作为信号分子参与生物体的生长发育和应激响应（Tanaka et al., 2014）。随着 P2K1 受体识别损伤胁迫响应中的 DAMP 信号——ATP 功能的发现，大多数与 ATP 响应相关的基因也被证明参与了损伤应答（Tanaka et al., 2014）。Tanaka 等（2014）进一步研究发现 *P2K*1 基因突变体对 ATP 变化与损伤具有相同的应答效果，且过表达的 P2K1 能增强对 ATP 与损伤的响应。这表明 P2K1 参与了植物的损伤胁迫应答，与 ATP 作为 DAMP 信号分子的功能相同。

与拟南芥中 *LecRK-V.*5 基因相反，黑杨（*Populus nigra*）中 *PnLPK* 基因在幼叶受到机械损伤胁迫时表达量会增加（Nishiguchi et al., 2002）。茉莉酸（JA）是介导机械损伤诱导基因表达的重要组分（Peña-Cortés et al., 1995）。然而 Nishiguchi 等（2002）的研究发现当杨树幼叶受到机械损伤时 *PnLPK* 基因表达的调控可能不依赖于 JA 和 SA 介导的信号转导通道。

在烟草（*Nicotiana benthamiana*）中，LecRK1 也参与了机械损伤的胁迫响应。在受到机械损伤的烟草叶片中，*LecRK*1 基因的 mRNA 丰度增加（Gilardoni et al., 2011）。水稻中的 L 型凝集素类受体激酶基因 *OsLecRK*1 经机械损伤胁迫后，其表达量受到诱导上调（崔欣欣，2012）。此外，豌豆中 L 型凝集素类受体激酶 *PsLecRLK* 基因也被报道参与机械损伤响应（Vaid et al., 2015）。在辣椒（*Capsicum annuum*）中，CaLecRK-S.5 具有广谱抗性，不仅参与植株的抗病反应，在机械损伤胁迫响应方面也具有重要作用（Woo et al., 2016）。研究发现，损伤胁迫能够诱导 *CaLecRK-S.*5 基因的表达。*CaLecRK-S.*5 是一种辣椒 L 型凝集素类受体激酶基因，在无外在刺激时，过表达的 *CaLecRK-S.*5 基因无法诱导丝裂原活化蛋白激酶（MAPK）级联反应、ROS 的爆发及其他反应症状（Woo et al., 2016, 2020）。Woo 等（2016）通过对 *CaLecRK-S.*5 基因沉默与过表达的研究发现，在 *CaLecRK-S.*5 基因沉默植株中，与损伤胁迫应答相关的基因表达量将降低；而在过表达 *CaLecRK-S.*5 基因植株中，损伤胁迫能诱导植株表现出更强的 MAPK 级联反应以及 ROS 的爆发。该研究表明，辣椒 *CaLecRK-S.*5 基因能够对损伤胁迫做出响应。

表 4　参与机械损伤胁迫响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 4　The *LecRLK* genes involved in wound stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
LecRK-V.5	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	L	Riou et al., 2002
LecRK-1.9	拟南芥 *A. thaliana*	L	Choi et al., 2014; Tanaka et al., 2014
PnLPK	黑杨 *Populus nigra*	L	Nishiguchi et al., 2002
*LecRK*1	烟草 *Nicotiana benthamiana*	G	Gilardoni et al., 2011
*OsLecRK*1	水稻 *Oryza sativa*	L	崔欣欣，2012
PsLecRLK	豌豆 *Pisum sativum*	L	Vaid et al., 2015
CaLecRK-S.5	辣椒 *Capsicum annuum*	L	Woo et al., 2016

2.5 凝集素类受体激酶参与植物激素信号响应

植物激素在植物的生长发育调控中具有重要的生理功能。植物激素的调控需要膜蛋白的参与，而大量的研究结果表明凝集素类受体激酶 LecRLKs 参与植物激素信号响应。

2.5.1 LecRLKs 参与脱落酸（ABA）信号应答　如表 5 所示，凝集素类受体激酶被报道参与 ABA 信号响应。根据 Xin 等（2009）对拟南芥中的凝集素类受体激酶的研究表明，多个 LecRLKs 被证实受到 ABA 的转录调控（Xin et al., 2009; Bouwmeester & Govers, 2009）。研究发现，在拟南芥 L 型凝集素类受体激酶中存在一类为 LecRKsA4 的亚家族，共包括 4 个成员：LecRKA4.1、LecRKA4.2、LecRKA4.3 以及 LecRKA4.4，它们在种子的萌发过程中负向调控 ABA 胁迫，从而抑制种子萌发（Xin et al., 2009）。Xin 等（2009）对 LecRKA4.1 突变体的进一步研究发现，*LecRKA*4.1 的 T-DNA 敲除突变体在种子萌发的抑制作用中对 ABA 胁迫做出弱增强的响应。随后对 *LecRKA*4.2、*LecRKA*4.3 以及 *LecRKA*4.4 的功能缺失突变体的研究也发现了相同的弱增强应答。基于 *LecRKsA*4 基因的表达研究以及转录网格调控分析，*LecRKA*4.1 与 *LecRKA*4.2 被证实参与调控部分 ABA 应答基因的表达。基于对该家族成员基因在种子萌发中对 ABA 胁迫响应的负调控存在冗余功能的猜测，Xin 等（2009）研究发现 *LecRKsA*4 成员基因双突变或三重突变时 ABA 对种子萌发的抑制作用更强烈。Zhang 等（2019）研究发现，LecRKA4.4 还参与调控 ABA 介导的气孔开闭过程。拟南芥中 LecRK-V.2 在种子萌发阶段也参与了 ABA 胁迫响应。研究发现，LecRK-V.2 在种子萌发阶段受 ABA 正向调节。与 LecRKsA4 家族的突变系不同的是，*LecRK-V.*2 的功能性缺失突变体能轻微减小 ABA 对种子萌发的抑制作用（Deng et al., 2009）。当 *LecRK-V.*5 基因过表达时，LecRK-V.5 可以通过抑制 ABA 胁迫的应答反应来调控气孔的开闭（Desclos-Theveniau et al., 2012）。豌豆 L 型凝集素类受体激酶 *PsLecRLK* 基因也参与 ABA 的信号应答。豌豆经 ABA 处理后，*PsLecRLK* 基因在后期会产生强烈的应答（Vaid et al., 2015）。Liu 等（2017）将黄丝瓜藓中的 L 型凝集素类受体激酶基因 *PnLecRLK*1 转入拟南芥中过表达，发现可提高拟南芥种子萌发时对 ABA 的敏感性。此外，在 *PnLecRLK*1 过表达的拟南芥转基因植株中，ABA 响应基因转录物丰度显著提高。

表 5　参与 ABA 信号响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 5　The *LecRLK* genes involved in ABA stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
*LecRKA*4.1	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	L	Xin et al., 2009
*LecRKA*4.2	拟南芥 *A. thaliana*	L	Xin et al., 2009
*LecRKA*4.3	拟南芥 *A. thaliana*	L	Xin et al., 2009
*LecRKA*4.4	拟南芥 *A. thaliana*	L	Xin et al., 2009; Zhang et al., 2019

*LecRK-V.*2	拟南芥 *A. thaliana*	L	Deng et al., 2009
*LecRK-V.*5	拟南芥 *A. thaliana*	L	Desclos-Theveniau et al., 2012
PsLecRLK	豌豆 *Pisum sativum*	L	Vaid et al., 2015
*PnLecRLK*1	黄丝瓜藓 *Pohlia nutans*	L	Liu et al., 2017

2.5.2 LecRLKs 参与水杨酸（SA）信号应答　如表 6 所示，凝集素类受体激酶被报道参与 SA 信号响应。研究发现，拟南芥中的 L 型凝集素类受体激酶 *LecRK-IX.*2 基因参与植物激素 SA 的信号应答。LecRK-IX.2 能够诱导钙依赖蛋白激酶（CPKs）磷酸化并激活 RBohD，从而引起 ROS 的爆发，并增强 ROS 触发的 SA 生物合成（Luo et al., 2017）。LecRK-IX.2 介导的细胞死亡需要 SA 的积累，当 *LecRK-IX.*2 过表达引起 SA 升高时可导致细胞死亡。此外，*LecRK-IX.*2 突变体还参与响应 flg22 诱导的拟南芥 SA 信号转导途径。研究表明，功能性 SA 信号参与气孔免疫过程中的气孔关闭（Melotto et al., 2006）。Yekondi 等（2018）的研究提示拟南芥 LecRK-V.2 和 LecRK-VII.1 可能在 SA 介导的气孔关闭中发挥部分作用。

在烟草中，LecRK1 会抑制 SA 在食草性过程的积累。通过病毒介导的基因沉默和反向重复 RNA 干扰可以降低植株中 *LecRK*1 的表达量而得到 ir-LecRK1 植株。研究发现，在 ir-LecRK1 植株中，SA 的积累量会增长两倍（Gilardoni et al., 2011）。

表 6　参与 SA 信号响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 6　The *LecRLK* genes involved in SA stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
*LecRK-IX.*2	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	L	Luo et al., 2017
*LecRK-V.*2	拟南芥 *A. thaliana*	L	Yekondi et al., 2018
*LecRK-VII.*1	拟南芥 *A. thaliana*	L	Yekondi et al., 2018
*LecRK*1	烟草 *Nicotiana tabacum*	L	Gilardoni et al., 2011

2.5.3 LecRLKs 参与茉莉酸（JA）信号应答　如表 7 所示，凝集素类受体激酶被报道参与 JA 信号响应。在拟南芥中，Balagué等（2017）研究发现 L 型凝集素类受体激酶 LecRK-I.9 参与 JA 信号响应。JA 能够诱导 *LecRK-I.*9 的表达，而过表达 *LecRK-I.*9 基因可以改变其 JA 信号响应相关转录因子（TFs）的表达水平。此外，过表达 *LecRK-I.*9 基因对合成 JA 及该信号通路中相关基因的表达也有一定的影响。研究发现，LecRK-I.9 参与响应 JA 激素信号，且能够负调控信号通路的 MYC 分支（Balagué et al., 2017）。乙烯（ET）与 JA 共同参与调控 *LecRK-I.*9 的表达，而 SA 不参与该过程（Gimenez-Ibanez & Solano, 2013）。Balagué等（2017）通过研究提出了 LecRK-I.9 响应 JA 信号通路的调控模型，即 LecRK-I.9 对 JA 介导的防御基因具有正调控作用，而对 JA 介导的损伤基因具有负调节作用。Yekondi 等（2018）研究发现，L 型凝集素类受体激酶 LecRK-V.2 和 LecRK-VII.1 参与了气孔的免疫过程以及 JA 诱导的气孔关闭过程，即当 *LecRK-V.*2 和 *LecRK-VII.*1 基因过表达时，植株对 MeJA 介导的气孔关闭过程表现出更高的敏感性。LecRK-V.2 和 LecRK-VII.1 通过参与激活 MeJA 诱导的保卫细胞 Ca^{2+}渗透阳离子通道的过程致使气孔关闭（Yekondi et al., 2018）。因此，*LecRK-V.*2 和 *LecRK-VII.*1 基因可能对 flg22 感知和 MeJA 积累的信号级联过程具有重要作用，从而引起 ROS 爆发。由此可知，功能性的 LecRK-V.2 和 LecRK-VII.1 是 MeJA 介导的气孔关闭的重要组分。

Gilardoni 等（2011）证实 LecRK1 参与烟草中昆虫介导的对 JA 诱导的防御抑制过程。研究发现在 JA 合成不足或对其敏感度低的植株中，茉莉酸盐能够抑制 *LecRK*1 基因 mRNA 的表达（Gilardoni et al., 2011）。

表 7　参与 JA 信号响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 7　The *LecRLK* genes involved in JA stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
*LecRK-I.*9	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	L	Gimenez-Ibanez & Solano, 2013; Balagué et al., 2017
*LecRK-V.*2	拟南芥 *A. thaliana*	L	Yekondi et al., 2018
*LecRK-VII.*1	拟南芥 *A. thaliana*	L	Yekondi et al., 2018
*LecRK*1	烟草 *Nicotiana tabacum*	L	Gilardoni et al., 2011

2.5.4 LecRLKs 参与乙烯（ET）信号应答　如表 8 所示，凝集素类受体激酶被报道参与 ET 信号响应。早期的研究发现乙烯（ET）通过调节 ROS 的产生来介导植物的胁迫反应（Mergemann & Sauter, 2000）。He 等（2004）研究发现，拟南芥 L 型凝集素类受体激酶 *LecRK-I.*3 基因在盐胁迫下的诱导表达受 ET 信号通路及乙烯受体蛋白的调控。*NTHK*1 是在烟草中发现的一个受盐胁迫诱导的乙烯受体基因（Zhang et al., 2001）。研究表明，在转入了 *NTHK*1 基因的拟南芥中 *LecRK-I.*3 基因的表达被抑制或延缓（He et al., 2004）。在乙烯过量表达突变体 *eto*1-1 中，*LecRK-I.*3 基因受乙烯诱导呈组成性表达（He et al., 2004）。在乙烯不敏感突变体 *ein*2-1 中，LecRK-I.3 受盐诱导的表达量与野生型的基本相同，表明 LecRK-I.3 在盐胁迫下的诱导表达不依赖于乙烯信号通路的核心组分 EIN2（Alonso et al., 1999）。

研究发现，水稻 L 型凝集素类受体激酶 SIT1 正向调控 ET 的产生并介导盐诱导的乙烯信号转导（Li et al., 2014）。在拟南芥中，SIT1 通过 MPK3/6 和乙烯信号依赖的方式促进活性氧 ROS 的积累，从而抑制植物的生长甚至导致死亡。Li 等（2014）研究证实了水稻中存在一个 SIT1-MPK3/6 级联反应，可以通过调节 ROS 和乙烯的稳态及信号转导介导盐的敏感性。

PsLecRLK 是豌豆 L 型凝集素类受体激酶。*PsLecRLK* 在烟草植株中过度表达时，乙烯响应基因表达上调（Vaid et al., 2015）。

表 8　参与 ET 信号响应相关凝集素类受体激酶基因列表

Table 8　The *LecRLK* genes involved in ET stress

基因 Gene	物种 Species	类型 Type	参考文献 Reference
*LecRK-I.*3	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	L	He et al., 2004
*SIT*1	水稻 *Oryza sativa*	L	Li et al., 2014
PsLecRLK	豌豆 *Pisum sativum*	L	Vaid et al., 2015

3 展望

非生物胁迫（盐害、温度胁迫、干旱、机械损伤以及激素胁迫等）是限制大多数作物产量的关键因素之一，同时也是威胁粮食安全的主要环境因子。尽管目前已有许多凝集素类受体激酶被报道参与植物非生物胁迫响应，涉及到多种信号分子和信号通路，但其潜在的作用机制仍待进一步探索。首先，LecRLKs 参与非生物胁迫识别配体的机制和信号转导机制尚不清楚。已知凝集素类受体激酶是识别自我与非我的信号分子，且通过信号转导参与植物的生物/非生物胁迫响应。例如，PnLPK 可以通过非 JA 和 SA 介导的信号转导通道参与机械损

伤响应（Nishiguchi et al., 2002）。然而，对于 LecRLKs 如何通过其细胞内激酶结构域将信号传递给下游的信号分子，如何调控应激反应，如何与其他信号通路相互作用以及如何调节基因表达和蛋白质翻译等还缺乏系统的研究。已知凝集素类受体激酶具有激酶结构域，磷酸化功能在信号激活和转导中具有极其重要的作用，但磷酸化功能是否参与调控植物的非生物胁迫响应还鲜有报道。通过对凝集素类受体激酶的激酶活性及其磷酸化功能进行深入研究，将进一步拓展该类激酶参与非生物胁迫响应的研究思路。其次，LecRLKs 功能多样性和功能冗余性的利用还未深入开发。研究发现，LecRLKs 可以在不同的非生物胁迫下发挥不同的作用，甚至在同一种非生物胁迫下也可以有不同的效应。例如，在低温胁迫下，水稻嫩苗中的 *OsLecRK*1 基因表达受到抑制；而在机械损伤的胁迫下，水稻中 *OsLecRK*1 基因的表达量诱导上调。这表明同一 LecRLKs 的功能具有多样性，而功能的多样性可能与其结构域、亚细胞定位、组织特异性表达等因素有关。同时，LecRLKs 间可能存在功能的冗余或协同应答作用，将导致单基因敲除或过表达不明显或不统一。因而需要从遗传学、分子生物学等角度深入系统地进行功能分析与研究。此外，目前凝集素类受体激酶的功能研究大都集中在单一某个凝集素类受体激酶，而不同凝集素类受体激酶间是否存在相互作用，是否协同参与非生物胁迫响应也知之甚少。探究凝集素类受体激酶之间的相互调控关系，阐明它们参与非生物胁迫的响应机制，也是未来值得研究的方向之一。

LecRLKs 在作物抗逆育种中的应用也尚未普及。已有研究表明，通过转基因或基因编辑技术改变 LecRLKs 的表达水平或活性，可以提高作物对非生物胁迫的抗性。例如，在拟南芥中过表达 *LecRK-IV*.3 基因可使植株对盐胁迫耐性增强（Huang et al., 2013）。这些研究为利用 LecRLKs 进行作物抗逆育种提供了有益的借鉴。然而，由于 LecRLKs 功能的多样性和冗余性，以及转基因或基因编辑技术的局限性，迄今为止还未有将 LecRLKs 成功应用于作物抗逆育种的案例。因此，需要进一步筛选和鉴定具有重要功能和应用潜力的 LecRLKs，以及开发更高效、更安全和更可靠的基因操作技术，是实现 LecRLKs 在作物抗逆育种中广泛应用的关键。同时，深入了解植物发育与胁迫响应间的相互关系，阐明其中的分子调控机制，寻找发育与抗逆的平衡点，对于作物的抗逆育种也尤为重要。

对 LecRLKs 的进一步鉴定和深入研究，有助于筛选出满足人类需要的 *LecRLK* 候选基因，从而改造更耐胁迫、抗逆性的作物。此外，提高植物的抗逆性能一定情况下减小由低耐受作物耗费大量水肥引起的环境压力，对农业生产以及环境的可持续发展也至关重要。

参考文献：

ALONSO JM, HIRAYAMA T, ROMAN G, et al., 1999. EIN2, a bifunctional transducer of ethylene and stress responses in *Arabidopsis* [J]. Science, 284(5423): 2148-2152.

BALAGUÉ C C, GOUGET A, BOUCHEZ O, et al., 2017. The *Arabidopsis thaliana* lectin receptor kinase LecRK-I.9 is required for full resistance to *Pseudomonas syringae* and affects jasmonate signalling [J]. Mol Plant Pathol, 18(7): 937-948.

BARRE A, HERVÉ C, LESCURE B, et al., 2002. Lectin receptor kinases in plants [J]. Crit Rev Plant Science, 21(4): 379-399.

BENHAMOU N, CHAMBERLAND H, PAUZÉ FJ, 1990. Implication of pectic components in cell surface interactions between tomato root cells and *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*: a cytochemical study by means of a lectin with polygalacturonic acid-binding specificity [J]. Plant Physiol, 92(4): 995-1003.

BI GZ, LIEBRAND TWH, BYE RR, et al., 2016. SOBIR1 requires the GxxxG dimerization motif in its transmembrane domain to form constitutive complexes with receptor-like proteins [J]. Mol Plant Pathol, 17(1): 96-107.

BOUWMEESTER K, GOVERS F, 2009. *Arabidopsis* L-type lectin receptor kinases: phylogeny, classification, and expression profiles [J]. J Exp Bot, 60(15): 4383-4396.

CHEN XW, SHANG JJ, CHEN DX, et al., 2006. A B-lectin receptor kinase gene conferring rice blast resistance [J]. Plant J, 46(5): 794-804.

CHOI J, TANAKA K, CAO YR, et al., 2014. Identification of a plant receptor for extracellular ATP [J]. Science, 343(6168): 290-294.

CUI XX, 2012. Role Analysis of the lectin receptor-like kinase gene *OsLecRK1* in stress resistance of rice [D]. Xiamen: Xiamen University. [崔欣欣，2012. 凝集素类受体蛋白激酶基因 *OsLecRK1* 在水稻抗胁迫反应中作用的解析 [D]. 厦门：厦门大学.]

DENG KQ, WANG QM, ZENG JX, et al., 2009. A lectin receptor kinase positively regulates ABA response during seed germination and is involved in salt and osmotic stress response [J]. J Plant Biol, 52: 493-500.

DESCLOS-THEVENIAU M, ARNAUD D, HUANG TY, et al., 2012. The *Arabidopsis* lectin receptor kinase LecRK-V.5 represses stomatal immunity induced by *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 [J]. PLoS Pathog, 8(2): e1002513.

GE Y, LI Y, ZHU YM, et al., 2010. Global transcriptome profiling of wild soybean (*Glycine soja*) roots under $NaHCO_3$ treatment [J]. BMC Plant Biol, 10: 1-14.

GILARDONI PA, HETTENHAUSEN C, BALDWIN IT, et al., 2011. *Nicotiana attenuata LECTIN RECEPTOR KINASE1* suppresses the insect-mediated inhibition of induced defense responses during *Manduca sexta* herbivory [J]. Plant Cell, 23(9): 3512-3532.

GIMENEZ-IBANEZ S, SOLANO R, 2013. Nuclear jasmonate and salicylate signaling and crosstalk in defense against pathogens [J]. Front Plant Sci, 4: 72.

HAN HY, MU XP, WANG PF, et al., 2021. Identification of *LecRLK* gene family in *Cerasus humilis* through genomic-transcriptomic data mining and expression analyses [J]. PLoS ONE, 16(7): e0254535.

HAIDER MS, DE BRITTO S, NAGARAJ G, et al., 2021. Genome-wide identification, diversification, and expression analysis of lectin receptor-like kinase (*LecRLK*) gene family in cucumber under biotic stress [J]. Int J Mol Sci, 22(12): 6585.

HE XJ, ZHANG ZG, YAN DQ, et al., 2004. A salt-responsive receptor-like kinase gene regulated by the ethylene signaling pathway encodes a plasma membrane serine/threonine kinase [J]. Theor Appl Genet, 109: 377-383.

HERVÉ C, DABOS P, GALAUD JP, et al., 1996. Characterization of an *Arabidopsis thaliana* gene that defines a new class of putative plant receptor kinases with an extracellular lectin-like domain [J]. J Mol Biol, 258(5): 778-788.

HOHMANN U, LAU K, HOTHORN M, 2017. The structural basis of ligand perception and signal activation by receptor kinases [J]. Ann Rev Plant Biol, 68: 109-137.

HUANG P, JU HW, MIN JH, et al., 2013. Overexpression of L-type lectin-like protein kinase 1 confers pathogen resistance and regulates salinity response in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Sci, 203: 98-106.

HUANG RL, 2022. Functional analysis of AhLecRK9 and AhLEAs and in peanut under aluminum stress [D]. Nanning: Guangxi University. [黄若兰，2022. 花生 AhLecRK9 和 AhLEAs 在铝胁迫下的功能研究 [D]. 南宁：广西大学.]

JOSHI A, DANG HQ, VAID N, et al., 2010. Pea lectin receptor-like kinase promotes high salinity stress tolerance in bacteria and expresses in response to stress in planta [J]. Glycoconj J, 27:

133-150.
LI CH, WANG G, ZHAO JL, et al., 2014. The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice [J]. Plant Cell, 26(6): 2538-2553.
LI ML, 2019. Preliminary study on the function of *LecRKIII.2* gene in *Arabidopsis thaliana* [D]. Changsha: Hunan University. [李美玲，2019. 拟南芥 *LecRKIII.2* 基因的功能初步研究 [D]. 长沙：湖南大学.]
LIU SH, WANG J, CHEN KS, et al., 2017. The L-type lectin receptor-like kinase (PnLecRLK1) from the Antarctic moss *Pohlia nutans* enhances chilling-stress tolerance and abscisic acid sensitivity in *Arabidopsis* [J]. Plant Growth Regul, 81: 409-418.
LUO XM, XU N, HUANG JK, et al., 2017. A lectin receptor-like kinase mediates pattern-triggered salicylic acid signaling [J]. Plant Physiol, 174(4): 2501-2514.
LU XT, HE Z, HU S, et al, 2016. A preliminary study of nine lectin receptor like kinase genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. Acta Laser Biol Sin, 25(1): 61-68. [陆秀涛，何壮，胡帅，等，2016. 9 个拟南芥凝集素类受体激酶基因功能的初步研究 [J]. 激光生物学报，25(1)：61-68.]
MA N, LIU CX, LI H, et al., 2018. Genome-wide identification of lectin receptor kinases in pear: functional characterization of the L-type LecRLK gene *PbLRK138* [J]. Gene, 661: 11-21.
MELOTTO M, UNDERWOOD W, KOCZAN J, et al., 2006. Plant stomata function in innate immunity against bacterial invasion [J]. Cell, 126(5): 969-980.
MERGEMANN H, SAUTER M, 2000. Ethylene induces epidermal cell death at the site of adventitious root emergence in rice [J]. Plant Physiol, 124(2): 609-614.
MORILLO SA, TAX FE, 2006. Functional analysis of receptor-like kinases in monocots and dicots [J]. Curr Opin Plant Biol, 9(5): 460-469.
NISHIGUCHI M, YOSHIDA K, SUMIZONO T, et al., 2002. A receptor-like protein kinase with a lectin-like domain from lombardy poplar: gene expression in response to wounding and characterization of phosphorylation activity [J]. Mol Genet Genomics, 267(4): 506-514.
PEÑA-CORTÉS H, FISAHN J, WILLMITZER L, 1995. Signals involved in wound-induced proteinase inhibitor II gene expression in tomato and potato plants [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 92(10): 4106-4113.
PENG XQ, ZOU YQ, LUO SW, et al., 2022. Research progress on lectin receptor-like kinases and their roles in mediation of plant disease resistance [J]. Plant Sci J, 40(1):105-114. [彭小群，邹雅琦，骆素微，等，2022. 植物凝集素类受体激酶参与抗病的研究进展 [J]. 植物科学学报，40(1)：105-114.]
RIOU C, HERVÉ C, PACQUIT V, et al., 2002. Expression of an *Arabidopsis* lectin kinase receptor gene, *lecRK-a1*, is induced during senescence, wounding and in response to oligogalacturonic acids [J]. Plant Physiol Biochem, 40(5): 431-438.
SUN MZ, QIAN X, CHEN C, et al., 2018. Ectopic expression of *GsSRK* in *Medicago sativa* reveals its involvement in plant architecture and salt stress responses [J]. Front Plant Sci, 9: 226.
SUN XL, YU QY, TANG LL, et al., 2013. GsSRK, a G-type lectin S-receptor-like serine/threonine protein kinase, is a positive regulator of plant tolerance to salt stress [J]. J Plant Physiol, 170(5): 505-515.
TANAKA K, CHOI J, CAO YR, et al., 2014. Extracellular ATP acts as a damage-associated molecular pattern (DAMP) signal in plants [J]. Front Plant Sci, 5: 446.

VAID N, MACOVEI A, TUTEJA N, 2013. Knights in action: lectin receptor-like kinases in plant development and stress responses [J]. Mol Plant, 6(5): 1405-1418.

VAID N, PANDEY P, SRIVASTAVA VK, et al., 2015. Pea lectin receptor-like kinase functions in salinity adaptation without yield penalty, by alleviating osmotic and ionic stresses and upregulating stress-responsive genes [J]. Plant Mol Biol, 88(1-2): 193-206.

VAID N, PANDEY PK, TUTEJA N, 2012. Genome-wide analysis of lectin receptor-like kinase family from *Arabidopsis* and rice [J]. Plant Mol Biol, 80(4-5): 365-388.

WANG ML, PENG XQ, CHEN ZF, et al., 2020. Research advances on lectin receptor-like kinases in plants [J]. Chin Bull Bot, 55(1), 96-105. [王梦龙，彭小群，陈竹锋，等，2020. 植物凝集素类受体蛋白激酶研究进展 [J]. 植物学报，55(1)：96-105.]

WOO JY, JEONG KJ, KIM YJ, et al., 2016. *CaLecRK-S.5*, a pepper L-type lectin receptor kinase gene, confers broad-spectrum resistance by activating priming [J]. J Exp Bot, 67(19): 5725-5741.

WOO JY, KIM YJ, PAEK KH, 2020. *CaLecRK-S.5*, a pepper L-type lectin receptor kinase gene, accelerates *Phytophthora* elicitin-mediated defense response [J]. Biochem Biophys Res Commun, 524(4): 951-956.

XIE C, ZHANG ZG, ZHANG JS, et al., 2002. Spatial expression and characterization of a putative ethylene receptor protein *NTHK1* in tobacco [J]. Plant Cell Physiol, 43(7): 810-815.

XIN ZY, WANG AY, YANG GH, et al., 2009. The *Arabidopsis* A4 subfamily of lectin receptor kinases negatively regulates abscisic acid response in seed germination [J]. Plant Physiol, 149(1): 434-444.

YEKONDI S, LIANG FC, OKUMA E, et al., 2018. Nonredundant functions of *Arabidopsis LecRK-V.2* and *LecRK-VII.1* in controlling stomatal immunity and jasmonate‐mediated stomatal closure [J]. New Phytol, 218(1): 253-268.

ZHANG C, GUO XH, XIE HL, et al., 2019. Quantitative phosphoproteomics of lectin receptor‐like kinase VI.4 dependent abscisic acid response in *Arabidopsis thaliana* [J]. Physiol Plant, 165(4): 728-745.

ZHANG JS, XIE C, SHEN YG, et al., 2001. A two-component gene (*NTHK1*) encoding a putative ethylene-receptor homolog is both developmentally and stress regulated in tobacco [J]. Theor Appl Genet, 102: 815-824.

ZHANG YZ, FANG QW, ZHENG JQ, et al., 2022. *GmLecRlk*, a lectin receptor-like protein kinase, contributes to salt stress tolerance by regulating salt-responsive genes in soybean [J]. Int J Mol Sci, 23(3): 1030.